

华南地区 4 种园林绿化树种的光合对水淹胁迫响应

谢腾芳¹, 薛立^{2*}, 郭淑红¹, 刘斌¹

(1. 广州普邦园林股份有限公司, 广州 510600; 2 华南农业大学林学院, 广州 510642)

摘要: 以灰木莲 (*Manglietia glauca*)、尖叶杜英 (*Elaeocarpus apiculatus*)、蒲桃 (*Syzygium jambos*) 和乐昌含笑 (*Michelia chapensis*) 4 种园林绿化树种的幼苗为研究对象, 对其淹水胁迫处理下的光合响应生理机制进行探讨, 以期为华南地区筛选耐水淹树种提供参考。结果表明, 随着水淹胁迫时间的增加, 4 种幼苗的净光合速率 P_n 、气孔导度 G_s 和蒸腾速率 T_r 呈下降趋势, 35 d 时均达到最小值, 灰木莲的胞间 CO_2 浓度 C_i 逐渐上升, 尖叶杜英的 C_i 先降后升, 蒲桃和乐昌含笑的 C_i 均缓慢下降。综合考虑 4 个叶片气体交换参数, 运用主成分分析法得出 4 种幼苗耐水淹能力为蒲桃 > 乐昌含笑 > 尖叶杜英 > 灰木莲。

关键词: 水淹胁迫; 幼苗; 气体交换参数; 光合响应; 主成分分析

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2014)03-0468-06

Photosynthetic response of four garden greening seedling types to waterlogging stress in south China

XIE Tengfang¹, XUE Li², GUO Shuhong¹, LIU Bin¹

(1. Pubang Landscape Architecture Co., Ltd., Guangzhou 510600;

2. College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642)

Abstract: Leaf gas exchange parameters of *Manglietia glauca*, *Elaeocarpus apiculatus*, *Syzygium jambos*, *Michelia chapensis* seedlings under waterlogging stress were investigated, so as to study the physiological response of the four seedling types to waterlogging resistance, and provide a reference for the selection of waterlogging resistant species in south China. The result showed that net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) of the four seedling types tended to decrease with increasing waterlogging time and all parameters reached their minimum at 35 days under waterlogging stress. Intercellular CO_2 concentration (C_i) of *M. glauca* gradually increased, whereas that of *E. apiculatus* decreased followed by an increase, and that of *S. jambos* and *M. chapensis* gradually decreased. The waterlogging resistance of the four seedling types was evaluated using principal component analysis, and their order of waterlogging resistance was *S. jambos* > *Mi. chapensis* > *E. apiculatus* > *M. glauca*.

Key words: waterlogging stress; seedling; gas exchange parameter; physiological response; principal component analysis (PCA)

华南地区降雨量高, 季节分布不均匀, 涝灾频繁, 极易形成低湿地、季节性积水地, 因此地洼地涝渍灾害严重。随着全球气候异常, 局部地区暴雨、洪涝灾害频繁发生, 水淹成为植物遭受的主要逆境之一^[1], 因而植物对涝渍的适应性已逐渐成为植物逆境研究的热点之一。涝灾引起的淹水会减少了根

系的 O_2 供应, 引起植物叶片的气孔关闭, 降低净光合速率和气孔开度^[2]。同时由于水体中的气体交换速率和 CO_2 浓度较低, 叶片中总叶绿素和叶绿素 a 含量下降, 导致生长和总生物量的减少^[3]。因此在水淹条件下, 植物保持较高的光合速率和正常的光合特性是植物能耐受水淹的重要原因之一^[4]。目前,

收稿日期: 2013-10-27

基金项目: 广东省林业局资助项目“林分改造优良乡土阔叶树种筛选”(F09054)资助。

作者简介: 谢腾芳, 硕士。E-mail: hs312xtf@126.com

* 通信作者: 薛立, 博士, 教授, 博士生导师。E-mail: forxue@scau.edu.cn

已有许多学者对水淹胁迫下植物的光合响应生理机制进行了研究。例如衣英华等^[5]研究淹水对枫杨、栓皮栎的气体交换和叶绿素荧光的影响, 罗芳丽等^[6]通过不同水淹时间和水淹深度处理, 研究秋华柳的光合特性, 从而阐明其对水淹的耐受机制, 曹福亮等^[7]研究了淹水胁迫对乌柏光合作用的影响, 赵斌等^[8]研究了模拟淹水对杞柳光合特性的影响。这些研究表明, 水淹会极大地改变植株生长的环境条件, 从而影响到植株的生理特性^[4], 导致不耐淹植物的光合能力显著降低^[9], 而对于根部水淹的耐淹物种, 其光合能力受水淹影响较小^[4]。

灰木莲 (*Manglietia glauca*)、尖叶杜英 (*Elaeocarpus apiculatus*)、蒲桃 (*Syzygium jambos*)、乐昌含笑 (*Michelia chapensis*) 是华南地区优良园林绿化树种。目前, 已有关于水淹胁迫下灰木莲、乐昌含笑叶片生理指标的研究^[10], 干旱和低温胁迫对灰木莲和蒲桃光合生理影响的研究^[11-12], 但尚未

见到水淹胁迫对这 4 种树种叶片气体交换参数影响的报道。本研究以灰木莲、尖叶杜英、蒲桃和乐昌含笑为材料, 对比分析其叶片气体交换参数对水淹胁迫的响应, 以期从光合生理角度了解这 4 种树种的耐水淹生理机制, 为华南地区筛选耐水淹树种提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验幼苗为灰木莲、尖叶杜英、蒲桃和乐昌含笑的实生容器苗 (购于广东省龙眼洞林场林木种苗示范基地), 营养袋规格 12 cm×10 cm, 袋内基质为林下表土与黄心土混合而成。幼苗的基本情况见表 1。水淹胁迫在华南农业大学林学院森培实验室进行。采用长 60 cm, 宽 37 cm, 深 17 cm 的塑料盆作淹水处理, 将营养袋培育的实生苗置于盆内, 然后进行淹水土壤处理。

表 1 4 种幼苗生长基本情况

Table 1 General characteristics of four seedlings

树种 Species	平均地径 Average ground diameter	平均苗高 Average seedling height	平均冠幅 Average crown diameter
蒲桃 <i>Syzygium jambos</i>	0.70±0.09	52.97±6.22	15.12±3.60
尖叶杜英 <i>Elaeocarpus apiculatus</i>	0.65±0.10	43.30±10.02	18.91±2.01
乐昌含笑 <i>Michelia chapensis</i>	0.66±0.11	51.83±6.73	10.88±2.13
灰木莲 <i>Manglietia glauca</i>	0.70±0.10	49.75±6.61	12.41±2.40

注: 表中的数据为平均值±标准差; Note: The data in the table are mean±SD.

1.2 试验方法

在 2009 年 10 月, 对 4 种幼苗分别选取生长良好和形态长势基本一致的 18 株幼苗放入水盆中进行水淹处理, 设置水位在土表上面 5 cm, 同时, 将正常栽培管理的幼苗作对照。水淹处理的每天都补换水 1 次, 对照每天定时定量浇水 1 次。处理在室温下进行, 室内温度为 28 ℃左右, 相对湿度为 75%~85%。在 7、14、21、28 和 35 d 5 个水淹时间和停止水淹 7 d 时 (即试验 42 d) 测定幼苗叶片的气体交换参数。

选取生长状况一致的 5 株幼苗, 从每株幼苗顶部开始的第 3 位至第 8 位功能叶间选取 6 枚叶片挂牌标记, 于早晨 9:00-11:00 用 Li-6400 便携式光合系统分析仪 (美国 LI-COR 公司) 测定幼苗叶片的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、细胞间隙 CO_2 浓度 (C_i)、蒸腾速率 (T_r), 每枚叶片测定 6 次。测定条件: 叶室温度控制在 20~25 ℃, 采用红蓝光源, 光强为 $1000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, CO_2 的浓度为 $400 \mu mol \cdot mol^{-1}$, 流速为 $500 \mu mol \cdot s^{-1}$ 。

数据处理和作图由 Microsoft Excel 完成, Duncan's 多重比较和各项指标测定结果的主成分分析均由 SAS 9.0 软件系统完成。利用极差法对各指标数值进行标准化, 标准化公式为:

$$X = 1 - \frac{x - x_{\min}}{x_{\max} - x_{\min}}$$

式中, X 为标准化后所得数据, x 为某项指标的原始数据, x_{\min} 为某项指标原始数据的最小值, x_{\max} 为某项指标原始数据的最大值。对标准化后的数据进行主成分分析^[13], 计算 4 种幼苗抗水淹光合生理指标的得分, 按得分多少评定各植物的抗性大小^[14-16]。

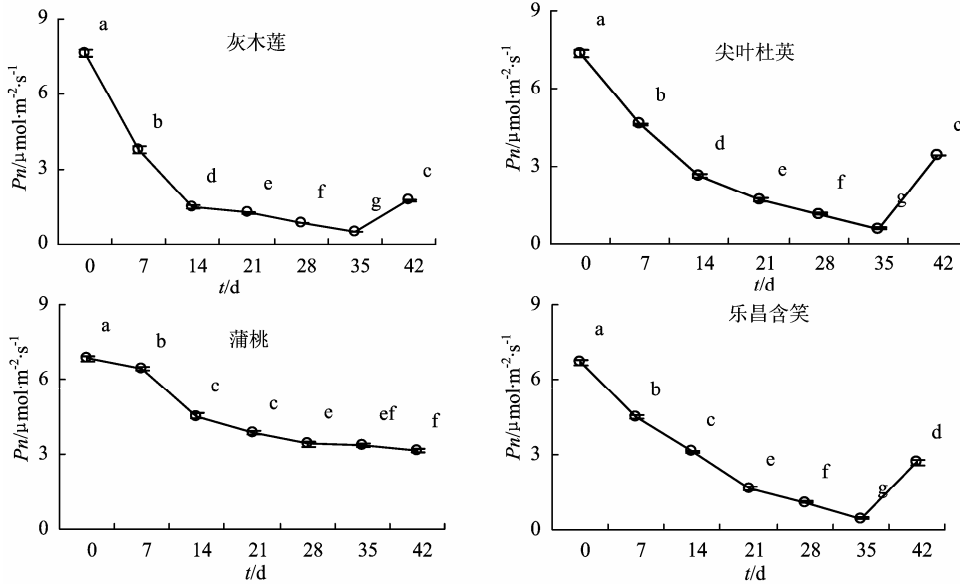
2 结果与分析

2.1 水淹胁迫对净光合速率 (P_n) 的影响

随着胁迫时间的增加, 4 种幼苗的净光合速率 (P_n) 均呈下降趋势, 且都显著低于对照 ($P < 0.05$) (图 1)。0 d 时灰木莲、尖叶杜英、蒲桃和乐昌含笑的 P_n 分别为 7.65、7.36、6.84 和 $6.69 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,

可见正常生长环境下灰木莲的净光合速率最大，乐昌含笑最小。除蒲桃外，其他3种树种在35 d时的 P_n 均达到最小值，分别为0.49、0.61和0.46 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，分别比对照下降了93.61%、91.77%和93.10%；恢复7 d时，其 P_n 较35 d时显著上升（ P

<0.05 ），仍显著低于对照（ $P<0.05$ ），分别为后者的22.95%、46.40%和40.08%。蒲桃在35 d时其 P_n 在4种幼苗中的降幅最小，仅下降51.04%；恢复7 d的 P_n 为对照的45.84%。



每个坐标图中，凡有一个相同小写英文字母者，表示差异不显著（Duncan's 多重比较， $P>0.05$ ）。下同
The same letter means no significant difference (Duncan's multiple comparison, $P>0.05$). The same below

图 1 水淹胁迫下净光合速率的变化

Figure 1 Changes of net photosynthetic rate under waterlogging stress

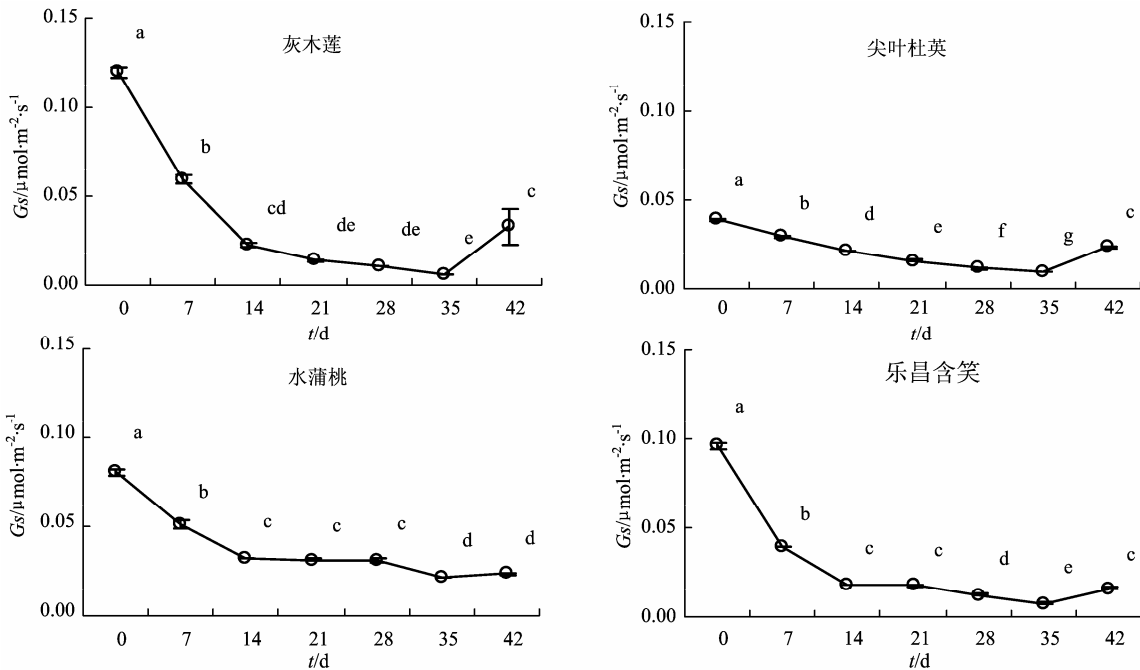


图 2 水淹胁迫下气孔导度的变化

Figure 2 Changes of stomatal conductance under waterlogging stress

2.2 水淹胁迫对叶片气孔导度 (G_s) 的影响

随着胁迫时间的增加，4 种幼苗的叶片气孔导

度 (G_s) 均呈下降趋势，各水淹胁迫阶段都显著低于对照（ $P<0.05$ ）（图 2）。0 d 时灰木莲、尖叶杜

英、蒲桃和乐昌含笑 的 G_s 分别为 0.12、0.04、0.08 和 $0.10 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 35 d 时均达到其最小值, 分别为 0.01、0.01、0.02 和 $0.01 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 比对照下降了 95.03%、75.46%、73.37%和 92.15%。恢复 7 d

时, 除蒲桃外, 其他 3 种幼苗的 G_s 较 35 d 时显著上升 ($P<0.05$), 灰木莲、尖叶杜英、蒲桃和乐昌含笑幼苗的 G_s 分别为对照的 27.37%、60.19%、29.27%和 16.44%, 均显著低于对照 ($P<0.05$)。

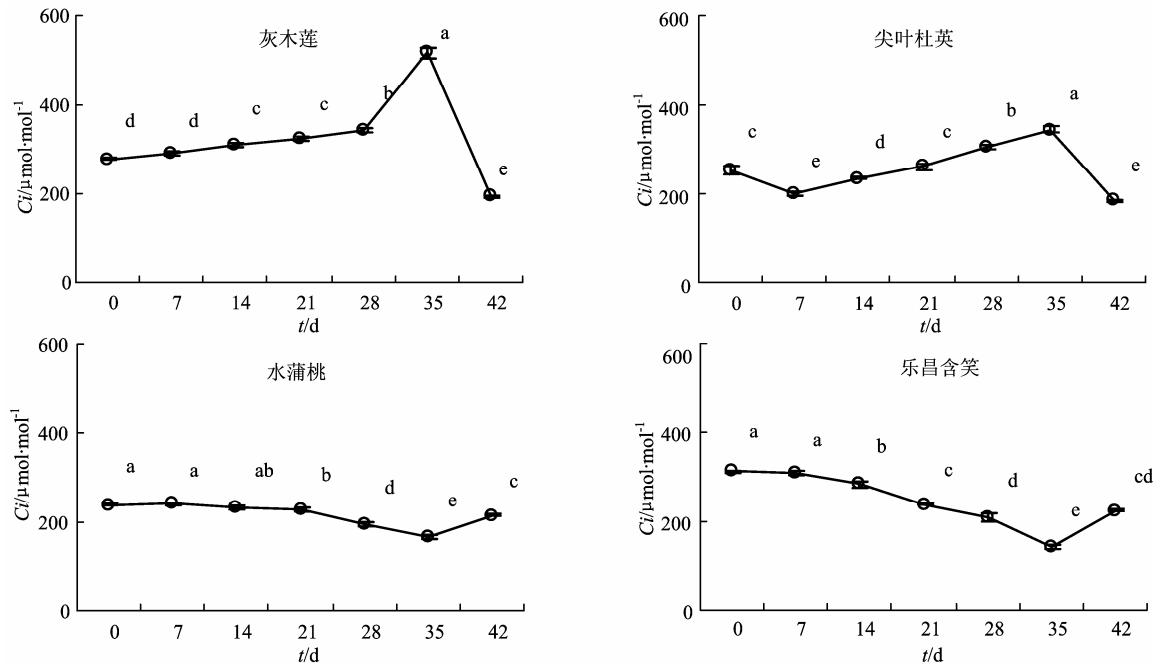


图 3 水淹胁迫下胞间 CO_2 浓度的变化

Figure 3 Changes of intercellular CO_2 concentration under waterlogging stress

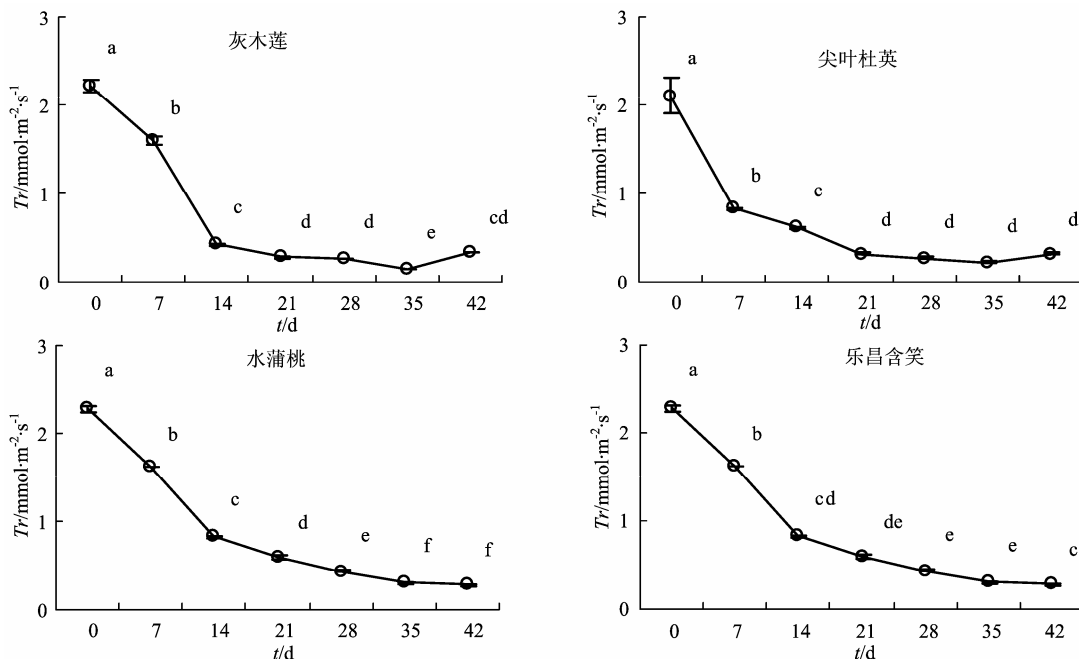


图 4 水淹胁迫下蒸腾速率的变化

Figure 4 Changes of transpiration rate under waterlogging stress

2.3 水淹胁迫对细胞间隙 CO_2 浓度 (C_i) 的影响
0 d 时灰木莲、尖叶杜英、蒲桃和乐昌含笑的

C_i 分别为 277.61、252.89、240.22 和 $313.06 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (图 3)。随着胁迫时间的增加, 灰木莲的 C_i 逐渐上

升, 35 d 时达到最大值 $516.83 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 比对照上升了 86.17%, 恢复 7 d 时下降为对照的 70%, 显著低于对照 ($P < 0.05$); 尖叶杜英 C_i 先降后升, 7 d 时达最低值, 于 35 d 达到最大值, 显著高于对照 ($P < 0.05$), 升幅达 35.80%, 恢复 7 d 的 C_i 为对照的 72.80%; 蒲桃和乐昌含笑 C_i 均缓慢下降, 于 35 d 分别降至 166.39 和 $143.63 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 显著低于对照 ($P < 0.05$), 恢复 7 d 时分别达到对照的 89.65% 和 71.63%。由结果可知, 蒲桃的 C_i 变化幅度最小, 灰木莲最大。恢复 7 d 时, 4 种幼苗的 C_i 均显著低于对照 ($P < 0.05$)。

2.4 水淹胁迫对叶片蒸腾速率 (T_r) 的影响

随着胁迫时间的增加, 4 种幼苗的叶片蒸腾速率 (T_r) 均呈下降趋势, 且各胁迫阶段的 T_r 均显著低于对照 ($P < 0.05$) (图 4)。0 d 时灰木莲、尖叶杜英、蒲桃和乐昌含笑的 T_r 分别为 2.21、2.10、2.28 和 $3.04 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 在 35 d 时均下降到最低值, 分别为 0.14、0.22、0.31 和 $0.17 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 比对

照下降了 94%、89%、87% 和 95%。其中, 蒲桃的降幅最小, 尖叶杜英次之, 灰木莲和乐昌含笑降幅相近。恢复 7 d 时, 灰木莲和乐昌含笑的 T_r 显著高于 35 d 时的 ($P < 0.05$), 尖叶杜英和蒲桃与 35 d 时无显著差异, 4 种幼苗的 T_r 均显著低于对照 ($P < 0.05$)。

2.5 主成分分析法对 4 种幼苗耐水淹能力综合评价

采用多元统计分析中的主成分分析对 4 个叶片气体交换参数进行了综合评价, 结果见表 2。由表 2 可以看出 4 个叶片气体交换参数指标中前两个主成分因子的累计贡献率为 88.63%, 表明前两个主成分已经把供试幼苗在水分胁迫下的生长适应性 88.63% 的信息反映出来, 因此选取前两个主成分作为植物耐水淹能力评价的综合指标。第 1 主成分贡献率较大 (55.41%), 其对应较大特征向量的评价指标为气孔导度, 第 2 主成分对应最大特征向量的评价指标为净光合速率, 说明本研究中气孔导度是反映水淹胁迫的最重要的指标, 其次为净光合速率。

表 2 水淹胁迫下幼苗气体交换参数的主成分分析

Table 2 Principal component analysis on leaf gas exchange parameters of seedlings under waterlogging stress

主成分因子 Principal component factor	主成分 Prin	
	主成分 1 Prin1	主成分 2 Prin2
净光合速率 Net photosynthetic rate (P_n)	0.1857	-0.8335
气孔导度 Stomatal conductance (G_s)	-0.6283	0.2912
细胞间隙 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration (C_i)	0.5445	0.2225
蒸腾速率 Transpiration rate (T_r)	0.5237	0.4136
贡献率 Contribution rate	0.5541	0.3322
累积贡献率 Cumulative contribution rate	0.5541	0.8863

根据叶片气体交换参数指标与幼苗耐水淹能力的联系, 由主成分的特征向量可计算出每个树种的主成分得分, 本研究选取了两个主成分, 由于主成分之间相互独立且有着不同的贡献率, 因此, 每个主成分得分就是其加权值, 其中权重就是主成分对应的贡献率。每个树种的叶片气体交换参数指标值分别和各主成分中的叶片气体交换参数指标的特征值相乘后, 按树种累加各叶片气体交换参数指标得分, 再分别与各主成分的权重相乘, 求和计算出主成分的综合得分, 得分高的树种其耐水淹能力强。

经计算得到, 灰木莲、尖叶杜英、蒲桃和乐昌含笑的耐水淹能力分数分别为 -0.87、-0.58、1.94 和 -0.48, 可知这 4 种幼苗的耐水淹能力由高到低的顺序为蒲桃、乐昌含笑、尖叶杜英、灰木莲。

3 讨论

净光合速率是衡量植物对逆境条件光合生理响应能力的重要参数^[17], 随着胁迫时间的增加, 4 种幼苗的净光合速率 P_n 均呈下降趋势, 且均在 35 d 时达到最小值。其中, 蒲桃的 G_s 降幅最小, 灰木莲最大, 其次为乐昌含笑、尖叶杜英。在恢复 7 d 时的净光合速率结果表明, 尖叶杜英和蒲桃的 G_s 分别恢复到对照的 46.39% 和 45.84%, 而灰木莲仅为 22.95%, 由此判断, 说明蒲桃的抗水淹能力最强, 而灰木莲最弱。

已有研究表明, 淹水胁迫下 P_n 的下降是气孔限制和非气孔限制的双重结果, 轻度胁迫下以气孔限制为主, 严重胁迫下以非气孔限制为主^[18]。淹水植物早期光合速率的下降跟气孔的关闭有关, 植物对土壤淹水缺氧最敏感的反应就是气孔关闭, 气孔导

度下降,从而导致叶片吸收 CO_2 的能力降低^[19]。非气孔限制是因为叶肉细胞光合能力下降,导致叶肉细胞利用 CO_2 的能力降低,进而使胞间 CO_2 浓度升高^[20]。在本研究中,灰木莲的胞间 CO_2 浓度随着气孔导度 G_s 的降低而不断升高,表明灰木莲的光合速率 P_n 在淹水胁迫中一直受非气孔限制;尖叶杜英的胞间 CO_2 浓度一开始随着气孔导度 G_s 的降低而降低,在 7 d 后随着气孔导度 G_s 的降低而不断升高,表明在淹水胁迫的前 7 d,其光合速率 P_n 受气孔限制,7 d 后受非气孔限制;蒲桃和乐昌含笑胞间 CO_2 浓度随着气孔导度 G_s 的降低而不断降低,表明二者的光合速率 P_n 一直受气孔限制。由此可见,蒲桃和乐昌含笑的耐水淹能力最高,尖叶杜英居中,灰木莲最低。

本研究运用主成分分析法对 4 个树种的光合生理指标进行了综合评定的结果表明,4 种幼苗的耐水淹能力为蒲桃>乐昌含笑>尖叶杜英>灰木莲,这与其光合生理指标的变化相吻合。主成分分析已成功地运用于幼苗的抗逆生理^[10-12, 14-16, 21],而本研究再次证明了该方法的有效性。

参考文献:

- [1] 潘澜,薛立. 2012. 植物淹水胁迫的生理学机制研究进展[J]. 生态学杂志, 2012, 31(10): 2662-2672.
- [2] Carvalho L C, Amancio S. Antioxidant defence system in plantlets transferred from in vitro to ex vitro: Effects of increasing light intensity and CO_2 concentration[J]. Plant Science, 2002, 162: 33-40.
- [3] Edwards A L, Lee D W, Richards J H. Responses to a fluctuating environment: Effect of water depth on growth and biomass allocation in *Eleocharis cellulosa* Torr. (Cyperaceae) [J]. Canadian Journal of Botany, 2003, 81: 964-975.
- [4] Chen H J, Qualls R G, Blank R R. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*[J]. Aquatic Botany, 2005, 82: 250-268.
- [5] 衣英华,樊大勇,谢宗强,等. 模拟淹水对枫杨和栓皮栎气体交换、叶绿素荧光和水势的影响[J]. 植物生态学报, 2006, 30(6): 960-968.
- [6] 罗芳丽,曾波,陈婷,等. 三峡库区岸生植物秋华柳对水淹的光合和生长响应[J]. 植物生态学报, 2007, 31(5): 910-918.
- [7] 曹福亮,蔡金峰,汪贵斌,等. 淹水胁迫对乌桕生长及光合作用的影响[J]. 林业科学, 2010, 46(10): 57-61.
- [8] 赵竑绯,赵阳,张驰,等. 模拟淹水对杞柳生长和光合特性的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(3): 898-906.
- [9] Gravatt D A, Kirby C J. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding[J]. Tree Physiology, 1998, 18: 411-417.
- [10] 叶龙华,杨振意,薛立,等. 3 种幼苗对水淹胁迫的生理响应[J]. 华南农业大学学报, 2012, 33(3): 368-372.
- [11] 杨振意,薛立,郭淑红,等. 干旱对 4 种幼苗气体交换参数的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(5): 67-72.
- [12] 郭淑红,薛立,张柔,等. 4 种幼苗对低温胁迫的光合生理响应[J]. 华南农业大学学报, 2012, 33(3): 373-377.
- [13] 区靖祥,邱健德. 多元数据的统计分析方法[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2002: 63-80.
- [14] 冯慧芳,薛立,任向荣,等. 4 种阔叶苗木对 PEG 模拟干旱的生理响应[J]. 生态学报, 2011, 31(2): 371-382.
- [15] 史小玲,薛立,任向荣,等. 华南地区 4 种阔叶苗木水分胁迫条件下的抗旱性初探[J]. 林业科学研究, 2011, 24(6): 760-767.
- [16] 谭雪红,高艳鹏,郭小平,等. 五种高速公路边坡绿化植物的生理特性及抗旱性综合评价[J]. 生态学报, 2012, 32(16): 5076-5086.
- [17] 刘亚丽,王庆成,杨远彪,等. 水分胁迫对脂松幼苗生长和光合特性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(4): 33-36.
- [18] 关义新,戴俊英,林燕. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(4): 293-297.
- [19] Malik A I, Colmer T D, Lamers H, et al. Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging[J]. Aust J Plant Physiol, 2001, 28(11): 1121-1131.
- [20] 张晔,李昌晓. 水淹与干旱交替胁迫对湿地松幼苗光合与生长的影响[J]. 林业科学, 2011, 47(12): 158-164.
- [21] 邵怡若,许建新,薛立,等. 低温胁迫时间对 4 种幼苗生理生化及光合特性的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(14): 4237-4247.